А. М. АЙРАПЕТЯН

ВОЗМОЖНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ АПЕРТУРНЫХ ТИПОВ ПЫЛЬЦЫ В ПОРЯДКЕ *SOLANALES*

В эволюции типов апертур пыльцы в порядке *Solanales* отмечаются три основных уровня специализации: 1) нижний — бороздный, 2) средний — бороздно-поровый и бороздно-оровый, 3) верхний — представленный вариациями сложного бороздно-порово-орового, а также поровым типами. С другой стороны, выявлена доминантность двух основных эволюционных направлений, а именно, бороздно-порового и бороздно-орового. Завершающим этапом в развитии апертур бороздно-орового направления в пределах порядка *Solanales* может считаться появление наиболее высокоспециализированного в эволюционном плане меридионально-3-бороздно-порово-орового апертурного типа, а для бороздно-порового направления — экваториально-3(4, 5)-порового типа.

Эволюция, типы апертур, Solanales

Հայրապետյան Ա. Մ. Ծաղկափոշու ապերտուրային փիպերի էվոլյուցիայի հնարավոր ուղղությունները *Solanales* կարգի սահմաններում: *Solanales* կարգում ծաղկափոշու ապերտուրային փիպերի էվոլյուցիայում նշվում են մասնագիտացման երեք հիմնական ուղիներ՝ 1) սպորին՝ ակոսային, 2) միջին՝ ակոսա-ծակոցքային եւ ակոսա-շրթնային, 3) վերին, որը ներկայացված է բարդ ակոսա-ծակոցքա-շրթնային փիպի զարբերակներով, ինչպես նաեւ ծակոցքային փիպով: Մյուս կողմից, բացահայտվել է երկու հիմնական՝ ակոսա-ծակոցքային եւ ակոսա-շրթնային էվոլյուցիոն ուղղությունների առկայությունը: *Solanales* կարգի սահմաններում ակոսա-շրթնային էվոլյուցիոն ուղղության ամփոփիչ փուլ կարող է համարվել առավել բարձր մասնագիտացված՝ մերիդիոնալ-ակոսա-ծակոցքա-շրթնային փիպի առաջացումը, իսկ ակոսա-ծակոցքային ուղղության համար՝ հասարակած-3(4, 5)-ծակոցքային փիպի առաջացումը:

Էվոլյուցիա, ապերտուրային փիպեր, Solanales

Hayrapetyan A. M. Possible Ways of Evolution of Apertural Types of Pollen Grains in the Order *Solanales*. The evolution of apertural types of pollen grains in the order *Solanales* is characterized by three basic levels of specialisation: 1) bottom — colpate, 2) average — colp-porate and colp-orate and 3) top, the last one is expressed by variations of compound colp-pore-orate and porate types. On the other hand, the domination of two basic evolutionary directions, i.e. colp-porate and colp-orate has been revealed. Within the order *Solanales* the formation of a more particularized meridional-colp-pore-orate apertural type can be considered as the final development stage of apertures of the colp-orate directions and, in case of colp-porate directions the final stage is a 3(4, 5)-porate apertural type.

Evolution, apertural types, Solanales

Многочисленными данными по изучению морфологических особенностей пыльцы различных групп цветковых растений доказана доминирующая роль апертур в характеристиках пыльцевых зерен таксонов различных рангов — в основном родов, а также семейств и выше, как наиболее константного диагностического признака.

Известно, что понятие морфологического типа пыльцы обычно представляет собой сочетание апертурного типа с типом скульптуры экзины. Однако, рассматривая вопросы эволюции пыльцы, можно предположить, что уровни эволюции отражают именно типы апертур, а число и размеры апертур, возможно, лишь частные эволюционные линии или направления, скульптура же, в основном, сугубо специфический признак для отдельно взятых таксонов низких рангов — видов, реже родов.

Согласно системе А. Л. Тахтаджяна (1987), в пределах порядка *Solanales* принимается 5 семейств: *Solanaceae* Juss., *Nolanaceae* Dumort., *Duckeodendraceae* Kuhlm., *Sclerophylacaceae* Miers и *Goetzeaceae* Miers ex Airy Shaw. Выбор именно этой системы согласуется с данными, представленными монографом семейства *Solanaceae* A. Hunziker (2001), который отмечает тесные связи между указанными пятью семействами, входящими в состав порядка *Solanales*.

Семейство *Solanaceae* — одна из крупнейших и широко распространенных групп цветковых растений, насчитывающая более 90 родов и почти 2500 видов. Фитогеографические данные, приводимые в литературе по семейству, показывают, что наибольшая концентрация родов пасленовых наблюдается на американском континенте, и особенно в Южной Америке, а также в Австралии. В Южной Америке встречаются виды из приблизительно 60 родов, из которых около 50 являются эндемиками (D'Arcy, 1991). Общими для Старого и Нового Света являются примерно 10 родов, из них роды *Solanum*, *Physalis*, *Lycium* являются космополитами.

Семейство *Nolanaceae* (роды *Alona* Lindl, *Nolana* L. f.) — суккулентные травы и кустарнички с прибрежных районов Перу и Чили, один вид (*Nolana galapagensis* (Christoph.) I. M. Johnst.) встречается на Галапагосских островах. Большинство представителей семейства являются узкими эндемиками с ограниченным географическим ареалом и специфическими условиями произрастания. Так, например, некоторые чилийские виды произрастают на почвах, содержащих высокую концентрацию солей или щелочей.

Семейство *Sclerophylacaceae* характеризуется единственным южноамериканским родом *Sclerophylax* Miers, представители которого являются суккулентными галофитами.

Монотипное семейство *Duckeodendraceae* из Бразилии представлено монотипным родом *Duckeodendron* Kuhlm. (вид *D. cestroides* Kuhlm.) — высокие деревья с грушевидными косточковыми плодами с красным блестящим экзокарпом.

Семейство *Goetzeaceae* охватывает четыре рода вечнозеленых деревьев или кустарников (*Goetzea* Wydl., *Espadaea* A. Rich., *Henoonia* Griseb. и *Coeloneurum* Radlk.), которые можно встретить исключительно в районе Больших Антильских островов — Куба, Гаити (Испаньола), Пуэрто-Рико, причем как в прибрежных зарослях или в саванне, так и во влажной лесной чаще.

Как неоднократно отмечалось ранее (Айрапетян, 1990, 1992, 1995, 2002, 2010), характерной особенностью пыльцы представителей семейства *Solanaceae* является наличие самых разнообразных, в основном меридионально расположенных апертур — как простых (борозды и поры), так и сложных, характеризующихся обязательным присутствием борозд. С другой стороны, для каждого из простых или сложноапертурных бороздных типов отмечается варьирование длины борозд (длинные, промежуточной длины и короткие). Другая отмеченная особенность — многообразие переходных апертурных форм или вариаций (бороздовидный, бороздно-оровидный, бороздно-поровидный и др.), позволяющих установить как отдельные уровни, так и возможные направления в апертурной эволюции пыльцы семейства.

Следует также указать, что довольно частым явлением в семействе является наличие полиморфных родов, для которых выявлен целый ряд апертурных типов пыльцы, отмеченных у отдельных видов одного и того же рода. К ним относятся роды *Anisodus* Link, *Physochlaina* G. Don, *Scopolia* Jacq., *Jaborosa* Juss., *Datura* L., *Brugmansia* Pers. (*Solanoideae*), *Brunfelsia* L., *Browallia* L., *Streptosolen* Miers (*Cestroideae*) и др.

В целом в эволюции типов апертур в порядке *Solanales* явственно выступают три основных уровня специализации: 1) нижний — бороздный, 2) средний — бороздно-поровый и бороздно-оровый, 3) верхний — представленный вариациями сложного бороздно-порово-орового и поровым типами (схема 1).

Что же касается основных эволюционных направлений, то в качестве исходного нами принимается бороздное направление, берущее свое начало от безапертурного типа, отмеченного для ряда представителей родов *Anisodus*, *Physochlaina*, *Scopolia* (*Solanoideae*, *Solanaceae*) (схема 1).

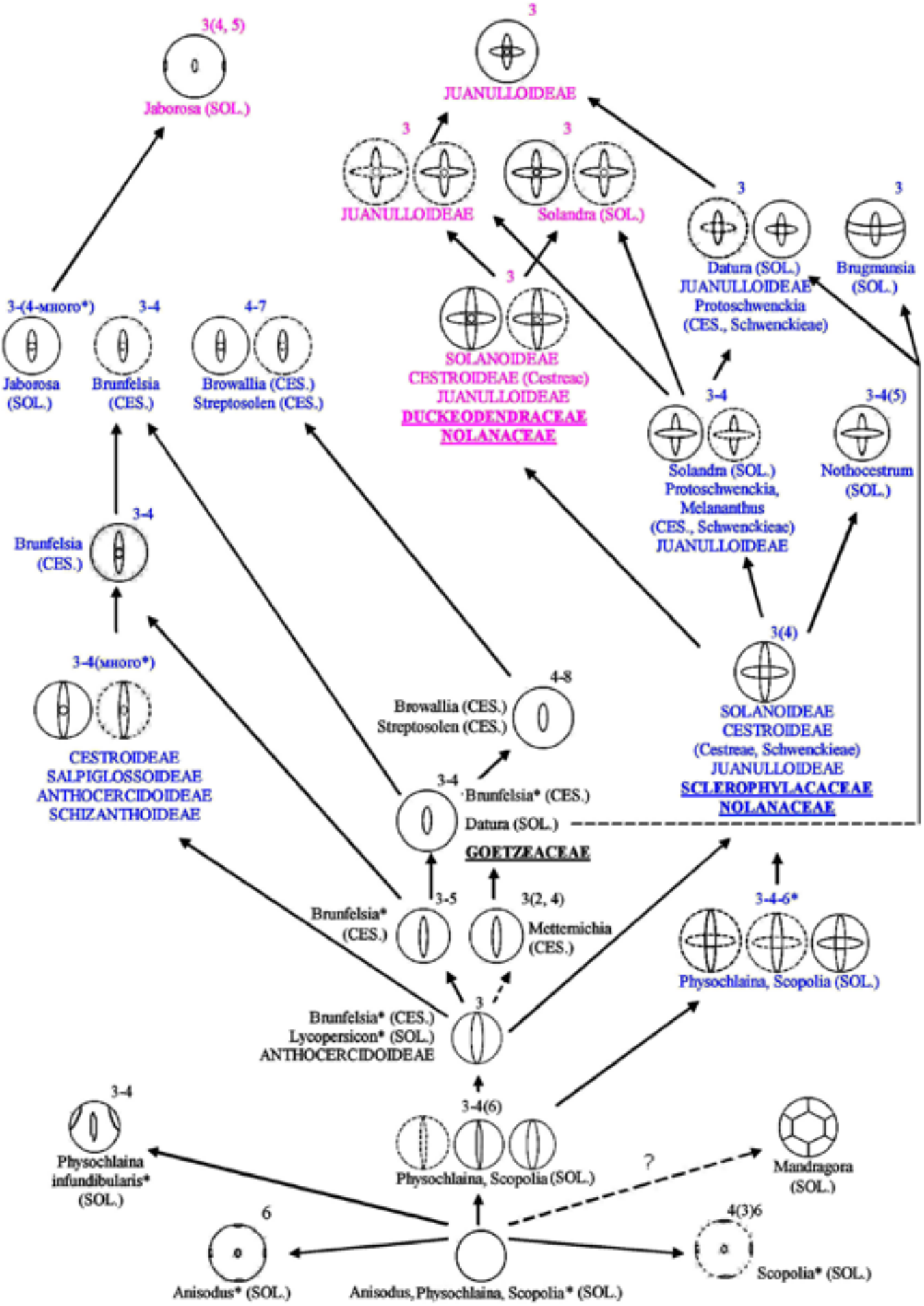

Схема 1. Возможные пути эволюции апертурных типов пыльцы в пределах порядка *Solanales* (* — по литературным данным)

Наиболее примитивными бороздными апертурами как в пределах семейства *Solanaceae,* так и порядка *Solanales*, по нашему мнению, являются слабо выраженные, узкие меридионально-3—4(6)-длиннобороздные (бороздовидные) апертуры, отмеченные у видов из родов *Physochlaina* и *Scopolia*. Дальнейшая специализация подобных борозд в пределах бороздного направления могла привести к образованию также длинных, но уже четко выраженных и довольно широких борозд с ровными краями. Такие борозды в семействе *Solanaceae* характерны для пыльцы родов *Brunfelsia* (*Cestroideae*), *Lycopersicon* Mill. (*Solanoideae*), а также всех семи родов подсемейства *Anthocercidoideae* (*Anthocercis* Labill., *Anthotroche* Endl., *Cyphanthera* Miers, *Crenidium* Haegi, *Duboisia* R. Br., *Grammosolen* Haegi, *Symonanthus* Haegi) (Natarajan, 1957; Plowman, 1998; Knapp & al., 2000; Айрапетян, 2010).

В процессе эволюции укорочение борозд могло привести к образованию меридионально-3—5-бороздного (у рода *Brunfelsia*) или 3(2, 4)-бороздного (у рода *Metternichia* Mik.) типа апертур с бороздами промежуточной длины (оба рода из подсемейства *Cestroideae*, *Solanaceae*).

Следующий этап в эволюции бороздных типов предполагает образование эволюционно наиболее специализированного для данного уровня короткобороздного типа апертур. Исходя из числа апертур, выделены две вариации, первая — пыльцевые зерна с меридионально-3—4-короткобороздными апертурами, отмеченные для родов *Brunfelsia* (*Cestroideae*) и *Datura* L. (*Solanoideae*) из семейства *Solanaceae*, а также для всех родов семейства *Goetzeaceae*. При этом, по нашему мнению, если учитывать также и типы скульптуры экзины, то с эволюционной точки зрения переход от рода *Metternichia* (пыльца с бороздами промежуточной длины и шиповатой с мелкими перфорациями скульптурой экзины) к представителям семейства *Goetzeaceae* (с короткобороздной пыльцой и шиповатой, между шипами мелкосетчатой экзиной) выглядит достаточно достоверным.

Вторая вариация короткобороздного типа (меридионально-4—8-короткобороздные пыльцевые зерна) отмечается для пыльцы двух родов (*Browallia* L. и *Streptosolen* Miers) из подсемейства *Cestroideae* (*Solanaceae*), имеющих струйчатую или складчато-струйчатую скульптуру экзины. Подобная вариация, по всей вероятности, могла возникнуть от предыдущей 3—4-короткобороздной путем удвоения числа борозд.

Дальнейшее эволюционное развитие различных отличающихся по длине простых бороздных типов апертур, приведшее к образованию преимущественно сложных апертурных типов, могло идти в двух основных направлениях (бороздно-поровое и бороздно-оровое). При этом, значительно расширенный (по числу родов и видов) и более углубленный палиноморфологический анализ как семейства *Solanaceae*, так и порядка *Solanales* в целом, подтверждает высказанное ранее мнение (Айрапетян, 1992) о доминантности в эволюции апертурных типов пыльцы именно двух последних указанных направлений.

Бороздно-поровое направление характерно исключительно для семейства *Solanaceae*, где меридионально-3—4(много)-длиннобороздно-поровый (поровидный) тип, берущий свое начало от длиннобороздных (с четко выраженными бороздами) апертур, охватывает подавляющее большинство родов и видов из четырех подсемейств (*Cestroideae*, *Salpiglossoideae*, *Anthocercidoideae*, *Schizanthoideae*).

Меридионально-3—4-бороздно-поровые пыльцевые зерна с бороздами промежуточной длины отмечаются лишь для полиморфного рода *Brunfelsia*.

Наиболее интересным в данном направлении нам представляется меридионально-короткобороздно-поровый тип, который мы условно разделили на три вариации. Первая — это 4—7-короткобороздно-поровые(поровидные) пыльцевые зерна, отмеченные для ряда видов из родов *Browallia* и *Streptosolen* из подсемейства *Cestroideae*. При этом не вызывает сомнения, что исходным для данного короткобороздно-порового типа является пыльца с 4—8-короткобороздными апертурами, отмеченными для ряда видов из тех же родов.

Дальнейшее усложнение меридионально-3—4-короткобороздных апертур, характерных для рода *Brunfelsia*, привело к образованию у пыльцевых зерен некоторых представителей данного рода 3—4-короткобороздно-поровидных апертур. При этом поровые участки слабо развиты и не вполне четко выражены. Указанный апертурный тип, очевидно, является завершающим этапом в эволюционной цепочке развития апертурных типов пыльцы в пределах рода *Brunfelsia*.

Довольно неожиданным оказалось расположение как в пределах данного типа, так и всего бороздно-порового направления одного из представителей подсемейства *Solanoideae* — рода *Jaborosa* Juss., характеризующегося меридионально-3(4-много)-короткобороздно-поровым типом апертур (Barbosa, 1989; Айрапетян, 2010). Отметим, что именно у данного рода отмечается появление одного из наиболее высокоспециализированных типов апертур в пределах всего порядка *Solanales*, а именно, экваториально-3(4, 5)-порового типа, не встречающегося более ни у одного из представителей данного порядка. При этом по своей форме данные продолговатые поры несколько отличаются от классических пор сфероидальной формы, характерных для большинства таксонов с истинно поровым типом апертур. Данный факт, возможно, указывает на переходный статус палинологически полиморфного рода *Jaborosa*, который, по нашему мнению, может в дальнейшем рассматриваться в качестве связующего звена между порядком *Solanales* и некоторыми семействами из других близкородственных порядков.

Исходными для второго, бороздно-орового направления являются меридионально-3—4(6)-длиннобороздно (бороздовидно)-оровые (оровидные) пыльцевые зерна обычно со слабой выраженностью либо бороздных, либо оровых участков и примитивными шероховатой, гранулярной, бугорчатой и др. скульптурой экзины, характерные некоторым видам из родов *Physochlaina* и *Scopolia* (*Solanoideae*, *Solanaceae*) (Basak, 1967; Zhang & Lu, 1984; Айрапетян, 2010).

Следующей ступенью эволюционного развития бороздно-оровых апертур является появление меридионально-3(4)-длиннобороздно-орового типа в основном с четко выраженными оровыми участками. Следует отметить, что данный апертурный тип в семействе *Solanaceae* является наиболее объемным по числу родов, охватывающим не только подавляющее число представителей подсемейства *Solanoideae*, но и несколько родов подсемейства *Cestroideae*, а именно, роды *Cestrum* L., *Vestia* Willd. и *Sessea* Ruiz et Pav. (*Cestreae*), а также *Schwenckia* L., *Melananthus* Walp., *Protochwenckia* Soler., *Heteranthia* Nees et Mart. (*Schwenckieae*) (Basak, 1967; Heusser, 1971; Salgado-Labouriau, 1973; Valdes & al., 1987; Айрапетян, 2010) В составе данной группы приводится также большинство представителей подсемейства *Juanulloideae* (Persson & al., 1994; Knapp & al., 1997; Айрапетян, 2010).

В пределах порядка *Solanales* подобный длиннобороздно-оровый тип апертур является практически единственным для монотипного семейства *Sclerophylacaceae*. Что же касается *Nolanaceae*, то у представителей данного семейства, помимо указанного апертурного типа, отмечаются также бороздно-порово(поровидно)-оровые пыльцевые зерна.

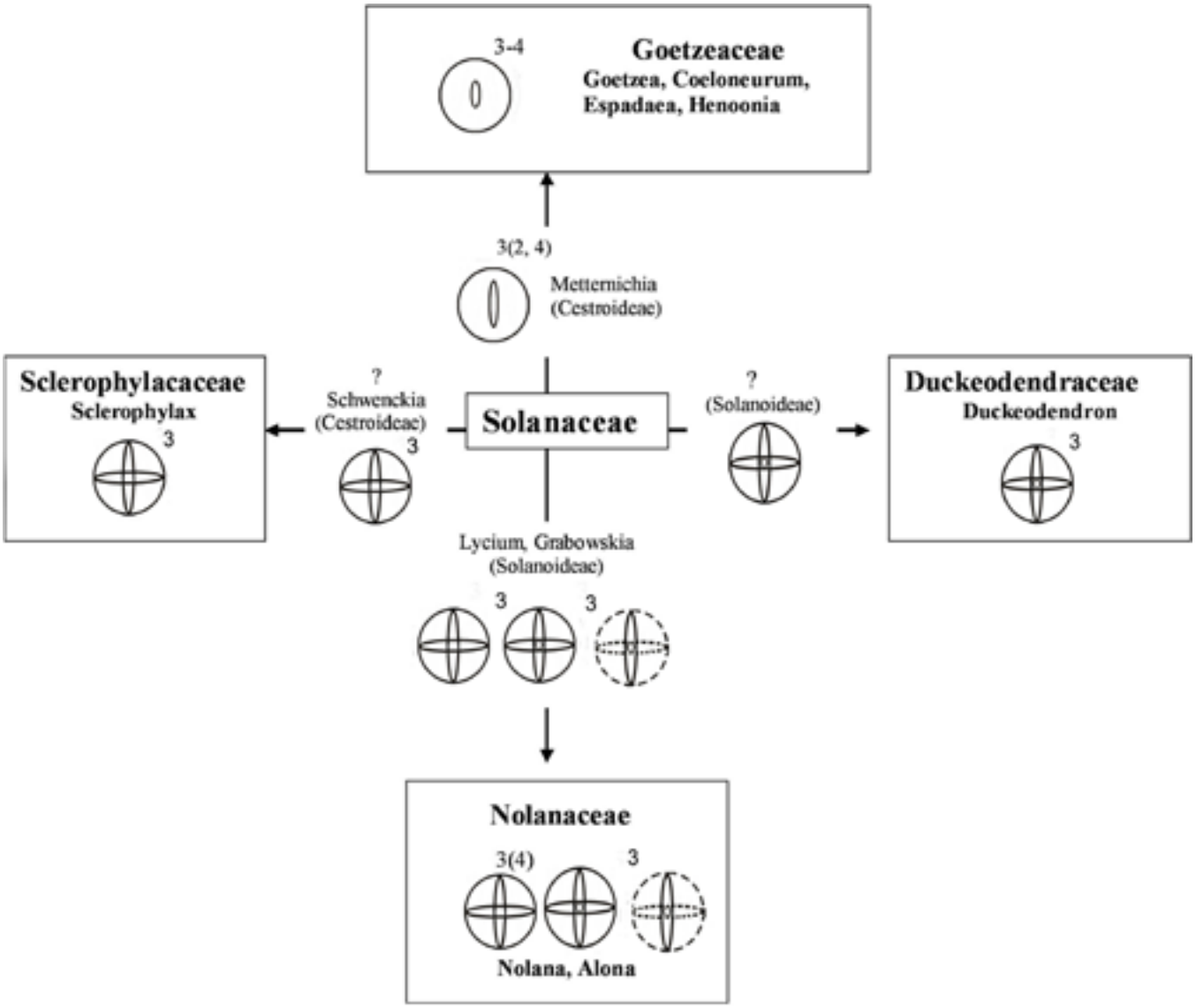

Схема 2. Предполагаемые эволюционные связи *Solanaceae* с остальными семействами порядка *Solanales*

Дальнейшая эволюция в сторону укорочения борозд у бороздно-оровых апертур отмечается в семействе *Solanaceae* в основном для представителей подсемейства *Juanulloideae* и лишь небольшого числа родов из подсемейств *Solanoideae* и *Cestroideae*. Так, среди представителей подсемейства *Solanoideae* меридионально-3—4(5)-бороздно-оровые апертуры с бороздами промежуточной длины отмечаются лишь для пыльцы видов рода *Nothocestrum* A. Gray, а 3—4-бороздно-оровые (оровидные), помимо подсемейства *Juanulloideae* — также и для пыльцевых зерен представителей рода *Solandra* Swartz. (*Solanoideae*), а также *Melanathus* и *Protoschwenckia* (*Cestroideae*).

И, наконец, отметим появление меридионально-3-короткобороздно-орового апертурного типа, характерного, как указывалось ранее, для пыльцевых зерен ряда родов из подсемейства *Juanulloideae*, пыльце рода *Protoschwenckia* (*Cestroideae*), а также двух близкородственных родов из подсемейства *Solanoideae* (*Datura* и *Brugmansia* Persoon). При этом возникновение подобного типа апертур для родов *Datura* и *Brugmansia* могло произойти двумя различными путями, а именно: или вследствие дальнейшего укорочения борозд у бороздно-оровых апертур с бороздами промежуточной длины, или, что более вероятно, появлением оровых участков у пыльцевых зерен с короткобороздными апертурами. Второе предположение представляется более вероятным, поскольку подобные 3—4-короткобороздные апертуры отмечались нами ранее для пыльцы рода *Datura*.

Наиболее специализированным типом апертур бороздно-орового направления в пределах порядка *Solanales* является меридионально-3-бороздно-порово-оровый апертурный тип. Как и в случае с бороздно-оровыми апертурами, наибольшее число родов и видов в семействе *Solanaceae*, входящих в подсемейство *Solanoideae*, а также представители подсемейств *Cestroideae* (триба *Cestreae*) и *Juanulloideae* (род *Hawkesiophyton*), характеризуются наличием сложных 3-компонентных апертур с длинными бороздами. К данному апертурному типу примыкают также и семейства *Nolanaceae* и *Duckeodendraceae* (Айрапетян, 2007а, 2007б).

В семействе *Solanaceae* меридионально-3-бороздно-порово-оровые апертуры с бороздами промежуточной длины, представленные в сочетании со складчатой или сетчатой скульптурой экзины, наблюдаются у пыльцы двух представителей подсемейства *Juanulloideae* (роды *Markea* Rich. и *Trianaea* Planch. et Linden), однако в данном случае поровые и оровые участки слабо выражены. Полноценный же 3-бороздно-порово-оровый тип апертур, где четко заметны все три компонента сложной апертуры, выявлен лишь у пыльцы рода *Solandra* (*Solanoideae*).

Меридионально-3-короткобороздно-порово-оровые пыльцевые зерна с мелкоскладчатой или перфорированно-мелкоскладчатой с орбикулами скульптурой экзины отмечены

лишь для рода *Schultesianthus* из подсемейства *Juanulloideae*.

Таким образом, в каждом из двух указанных основных направлений эволюции пыльцевых зерен в порядке *Solanales* явственно выявляются свои специфические особенности. Так, если для бороздно-орового направления характерно дальнейшее усложнение апертур с возникновением в конечном счете сложного меридионально-3-бороздно-порово-орового типа, то для бороздно-порового направления, наоборот, отмечена тенденция к редукции частей апертур с образованием экваториально-3(4, 5)-порового типа.

В целом же преобладание сложноапертурных типов пыльцы характеризует порядок *Solanales* как довольно высокоразвитую группу в общей системе цветковых растений.

Совершенно обособленное положение в апертурной эволюции пыльцевых зерен занимают скрытноапертурные пыльцевые зерна рода *Mandragora* L. Выявленные при этом отличия по общей форме пыльцевых зерен, особенностям структуры экзины, а также типу скульптуры общей поверхности, свидетельствуют об изолированности данного рода по палинологическим признакам.

Что же касается глобально-4(3)-6-поровидных или глобально-6-(скрытно)поровых пыльцевых зерен с шероховатой, бородавчатой, бугорчатой и др. примитивными типами скульптуры, отмеченные в литературе для ряда представителей из родов *Anisodus* и *Scopolia* (Сандина, Тарасевич, 1982; Hoare & Knapp, 1997) то они, по нашему мнению, не имеют ничего общего с родом *Jaborosa,* где, как было указано выше, отмечается наличие экваториально-3(4, 5)-поровой пыльцы. Скорее всего, данные вариации порового типа апертур могли возникнуть в процессе эволюции непосредственно от безапертурного типа, не получив, однако, дальнейшего развития в пределах порядка *Solanales*. Подобное предположение относится также и к пыльцевым зернам с 3—4-ругатным (т.е. глобально-бороздковым) типом апертур, отмеченным у одного из представителей рода *Physochlaina* (Zhang & Lu, 1984). В то же время не исключается возможность, что данные роды, аналогично роду *Jaborosa*, могут также рассматриваться в дальнейшем в качестве переходного этапа, или связующего звена семейства *Solanaceae* с рядом других близкородственных семейств.

Обобщающий анализ возможных путей эволюции апертур пыльцы в пределах семейства *Solanaceae* показал, что представители подсемейства *Solanoideae* присутствуют как на начальных позициях представленной эволюционной схемы, так и практически на всех эволюционных направлениях и уровнях, что, несомненно, свидетельствует об исходности данной группы. С другой стороны, анализ типов скульптуры экзины пыльцевых зерен показал, что как в семействе *Solanaceae*, так и в пределах порядка *Solanales* в целом, подсемейство *Solanoideae* также является самым полиморфным, а следовательно, исходным по данному признаку. Таким образом, представленные данные указывают на некоторое несоответствие палиноморфологических данных с исходным расположением подсемейства *Cestroideae* в системах A. Hunziker (2001) и A. Takhtajan (2009).

И, наконец, на схеме 2 представлены возможные эволюционные связи семейства *Solanaceae* с остальными семействами порядка *Solanales* через предполагаемые роды-связки. Анализ указанных связей проведен с учетом морфологического типа пыльцы, когда наряду со схожими апертурными типами обязательно учитывался также и тип скульптуры экзины.

ЛИТЕРАТУРА

Айрапетян А. М. 1990. Палиноморфологическая характеристика и типы пыльцы в подсемействе *Solanoideae* (*Solanaceae*) // Труды III мол. конф. ботаников г. Ленинграда. ВИНИТИ, No. 5701-B90: 83—92.

Айрапетян А. М. 1992. Палиноморфология семейства *Solanaceae* Juss. // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Ереван. 25 с.

Айрапетян А. М. 1995. Апертурные типы и возможные пути эволюции пыльцы в семействе *Solanaceae* // Бот. журн., 80, 8: 1—9.

Айрапетян А. М. 2002. Палинологические данные к подсемейству *Solaniodeae* (*Solanaceae*): триба *Solaneae* // Фл., растит., раст. рес. Армении, 14: 118—130.

Айрапетян А. М. 2007а. Палиноморфология пыльцы сем. *Duckeodendraceae* Kuhlm. (*Solanales*) // Фл., растит., раст. рес. Армении, 16: 54—57.

Айрапетян А. М. 2007б. Особенности морфологии пыльцы в порядке *Solanales*. Сем. *Nolanaceae* Dumort. // Фл., растит., раст. рес. Армении, 16: 48—53.

Айрапетян А. М. 2010. Палинология надпорядка *Solananae* в пределах порядков *Solanales* и *Convolvulales* // Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Ереван. 47 с.

Сандина И. Б., Тарасевич В. Ф. 1982. Палинологические данные к изучению родов *Whitleya, Atropanthe* и *Scopolia* s. str. // Бот. журн., 67, 2: 146—154.

Тахтаджян А. Л. 1987. Система магнолиофитов. Л.: Наука. 439 с.

Barbosa G. E. 1986. Estudios palinologicos en *Jaborosa* Juss. y *Trechonaetes* Miers (*Solanaceae*) // Bol. Acad. Nac. Cienc., Cordoba, Argentina, 57, 3—4: 357—376.

Basak R.K. 1967. The pollen grains of *Solanaceae* // Bull. Bot. Soc. Bengal, 21, 1: 49—58.

D'Arcy W. G. 1991. The *Solanaceae* since 1976, with a review of its biogeography // J. G. Hawkes, R. N. Lester, M. Nee & N. Estrada (eds.). *Solanaceae* III: Taxonomy, Chemistry, Evolution. Royal Botanic Gardens, Kew: 75—137.

Heusser C. I. 1971. Pollen and spores of Chile. Modern types of the *Pteridophyta*, *Gymnospermae* and *Angiospermae*. Tucson, Arizona. 167 p.

Hoare A. & Knapp S. 1997. A phylogenetic conspectus of the tribe *Hyoscyameae* (*Solanaceae*) // Bull. Nat. Hist. Mus. Lon. (Bot.), 27, 1: 11—29.

Hunziker A. T. 2001. Genera *Solanacearum*. The genera of *Solanaceae* illustrated, arranged according to a new system. Germany, Ruggell. 500 p.

Knapp S., Persson V. & Blackmore S. 1997. A phylogenetic conspectus of the tribe *Juanulloeae* (*Solanaceae*) // Ann. Missouri Bot. Gard., 84: 67—89.

Knapp S., Stafford P. & Persson V. 2000. Pollen morphology in *Anthocercideae* // Kurtziana, 28, 1: 7—18.

Natarajan A. T. 1957. Studies in the morphology of pollen grains — Tubiflorae // Phyton, 8, 1: 21—42.

Persson V., Knapp S. & Blackmore S. 1994. Pollen morphology and systematics of tribe *Juanulloeae* A. T. Hunziker (*Solanaceae*) // Rev. Palaeobot. Palyn., 83. 30 p.

Plowman C. 1998. A revision of the South American species of *Brunfelsia* (*Solanaceae*) // Fieldiana: Botany, 39. 135 p.

Salgado-Labouriau M. L. 1973. Contribuicao a palinologia dos cerrados. Rio de Janeiro: 161—165.

Takhtajan A. L. 2009. Flowering Plants (2nd edition). Springer Science+Business Media B. V. 871 p.

Valdes B. & Diez M. J. & Fernandez I. 1987. Atlas Polinico de Andalucia Occidental. Sevilla. 452 p.

Zhang Zhi-yu & Lu An-ming. 1984. Pollen morphology of the subtribe *Hyoscyaminae* (*Solanaceae*) // Acta Phytotax. Sin., 22, 3: 175—180.

Институт ботаники НАН РА, 0063, Ереван, ул. Ачарян 1
alla.hayrapetyan.63@gmail.com